

**АНАЛИЗ ЛИСТОВЫХ РЯДОВ ВИДОВ
EUPHORBIA BOREALIS И *E. MICROCARPA* (*EUPHORBIACEAE*)**

С.В. Соловьев¹, К.С. Байков^{1,2}

¹Новосибирский государственный университет, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2, e-mail: solovyev87@mail.ru

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 630099, Новосибирск, ул. Советская, 18, e-mail: kbaikov@mail.ru

Выполнен сравнительный анализ полных листовых рядов двух морфологически близких видов рода *Euphorbia* из секции *Esula*: *Euphorbia borealis* и *E. microcarpa*. Выявлены и описаны новые параметры листьев, позволяющие проводить более точную диагностику этих видов: ширина и форма низовых листьев, ширина и форма срединных листьев, форма основания брактеев и др.

Ключевые слова: *Euphorbia*, листовая ряд, диагностика.

**ANALYSIS OF LEAVES SERIES
OF *EUPHORBIA BOREALIS* AND *E. MICROCARPA* SPECIES (*EUPHORBIACEAE*)**

S.V. Solovyev¹, K.S. Baikov^{1,2}

¹Novosibirsk State University, 630090, Novosibirsk, Pirogov str., 2, e-mail: solovyev87@mail.ru

²Institute of Soil Science and Agrochemistry, SB RAS, 630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18, e-mail: kbaikov@mail.ru

Comparative analysis of leaf series for two similar species of genus *Euphorbia* section *Esula*: *Euphorbia borealis* and *E. microcarpa* is performed. New leaves parameters for the more accurate diagnostics of these species are revealed and described: width and shape of lower leaves, width and shape of middle leaves, form of the bract base, and some others.

Key words: *Euphorbia*, leaf series, diagnostics.

ВВЕДЕНИЕ

Виды секции *Esula* Dumort. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae* Juss.) представляют собой наиболее сложную в таксономическом отношении группу молочаев флоры Уральского региона. Сложность их диагностики обусловлена широкими пределами изменчивости морфологических признаков, их экологической пластичностью, слабой изученностью индивидуальной и внутривидовой изменчивости диагностических признаков, а также сезонной изменчивостью многих признаков. Решение данных вопросов невозможно без проведения детальных исследований качественных и количественных показателей. В диагностике молочаев признакам листьев уделяется особое внимание (Байков, 1992, 1996, 2007; Гельтман, 1996а,б; и др.). Для определения видов секции *Esula* в основном используются следующие показатели: длина и ширина листьев (обычно наиболее крупных), общая форма листьев (без указания их положения на стебле), положение максимальной ширины листовой пластинки (у основания, в нижней трети, в середине, выше середины, в верхней части), форма основания (клиновидная, округлая, сердцевидная и др.), признаки верхушки (закругленная, притупленная, острая,

заостренная, с шипиком и др.); длина и ширина брактеев (листьев на лучах соцветия), общая форма брактеев (обычно без привязки к порядку ветвления лучей).

Настоящее исследование проведено с целью выявления новых диагностических признаков двух близких видов рода *Euphorbia* из секции *Esula* путем сравнительного анализа их полных листовых рядов (серий). Эти виды хорошо различаются признаками столбиков, но их диагностика по признакам столбиков невозможна в период – до начала и после завершения плодоношения. Признаки же листьев в этом отношении более надежные, поскольку срединные и верховые листья, а также брактеев сохраняются до осеннего усыхания побегов. Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи: 1) выполнены измерения длины и ширины листьев всех формаций у *Euphorbia borealis* Baikov и *E. microcarpa* (Prokh.) Kryl., построены графики, отражающие особенности изменения длины и ширины листьев; 2) проведен статистический анализ морфометрических признаков листьев, с выделением классов по длине и ширине; 3) выделены признаки, наиболее достоверно различающие эти виды.

Морфологические особенности листьев этих видов ранее были выявлены в основном по материалам, собранным в Сибири (Байков, 2007). Жирным шрифтом выделены наиболее контрастные диагностические признаки. Низовые листья *E. borealis* мелкие, чешуевидные, бурые. Срединные листья 2–4 см дл., 5–8 мм шир., **в 4–5 раз длиннее своей ширины, тонкие**, из клиновидного основания **узко-обратнояцевидные, наиболее широкие в верхней трети**, цельнокрайные, тупые; на боковых побегах более узкие. Листья верхней мутовки относительно короткие. **Брактеи из усеченного или сердцевидного основания почковидные**, наверху тупые, 5–10 мм дл., 8–15 мм шир., налегают основаниями друг на друга.

Низовые листья *E. microcarpa* мелкие, чешуевидные, рано усыхающие и опадающие. Срединные листья 2–3.5 см дл., 1–3(4) мм шир., **в 10 раз и более длиннее своей ширины**, более или менее **плотные**, матовые, из узкоклиновидного основания **линейные, наиболее широкие в средней части**, цельнокрайные, нередко с подвернутым вниз краем, наверху тупые или едва остроконечные. Листья верхней мутовки линейно-ланцетные, более короткие. **Наружные брактеи из клиновидного основания округло-ромбовидные или неправильно-ромбовидные**, наиболее широкие в середине или ниже, 4–8 мм дл., 5–10 мм шир.

С целью выявления региональных особенностей морфологических признаков листьев растений этих видов, обитающих в Уральском регионе, были проанализированы собственные сборы и гербарные материалы, собранные другими коллекторами. Для построения графиков полной листовой серии за основу были взяты растения *E. borealis*, собранные 15 июля

2009 г. в березово-сосновом лесу в окрестностях г. Далматово Далматовского района Курганской области, и образцы *E. microcarpa*, собранные 12 июня 2010 г. на опушке березового леса в окрестностях с. Советское Куртамышского района Курганской области. Дополнительно был учтен гербарный материал, хранящийся в коллекциях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, NS, NSK), Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, SVER). Всего было изучено более 70 гербарных экземпляров *E. borealis* и более 50 – *E. microcarpa*.

При описании листовой серии использовали разделение всех листьев годовичного побега на группы, или формации: низовые, срединные, верховые и брактеи, как это было сделано ранее при описании листовой серии *Euphorbia altaica* Ledeb. (Байков, 1997а). У исследованных видов границы между этими формациями достаточно хорошо выражены.

По длине и ширине листьев каждого растения *E. borealis* и *E. microcarpa* были построены графики, на рис. 1 и 2 представлены наиболее типичные из них.

Низовые листья исследованных видов преимущественно остающиеся (не опадающие), в числе 4–8 (редко 1–3). По сравнению с сибирскими экземплярами для уральских экземпляров не характерно раннее опадение листьев низовой формации. Эти виды хорошо отличаются размерами листьев низовой формации (см. рис. 1, 2), ширина которых у *E. borealis* превышает 1 мм и варьирует от (1)1.5 до 2 мм, тогда как у *E. microcarpa* она не превышает 1 мм. Следовательно, можно сделать вывод, что листья низовой формации

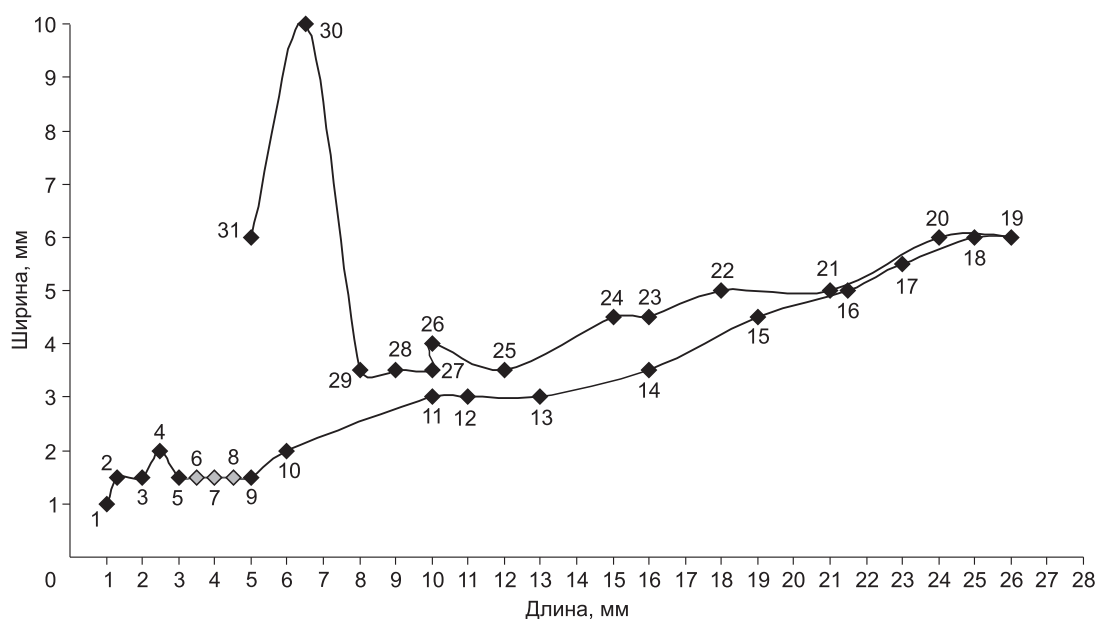


Рис. 1. График изменения длины и ширины листьев генеративного побега *E. borealis*:

1–5 – низовые листья; 6–8 – опадающие; 9–20 – срединные; 21–29 – верховые (21–24 – листья, в пазухах которых развиваются боковые лучи соцветия, 25–29 – листья мутовки); 30, 31 – брактеи на лучах верхушечного зонтиковидного соцветия (плеихазия).

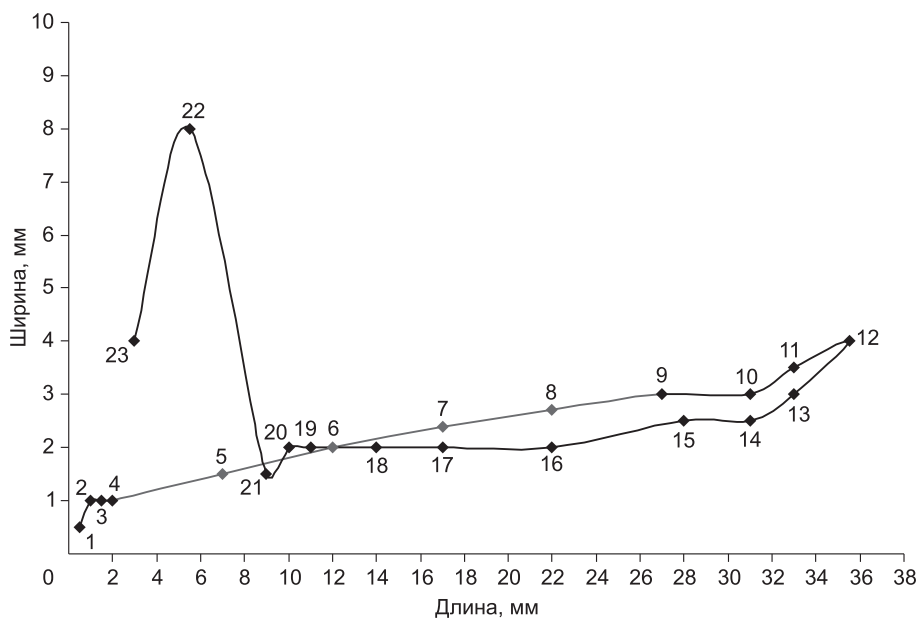


Рис. 2. График изменения длины и ширины листьев генеративного побега *E. microcarpa*:

1–4 – низовые листья; 5–8 – опавшие; 9–13 – срединные; 14–21 – верховые (14–17 – листья, в пазухах которых развиваются боковые лучи соцветия, 18–21 – листья мутовки); 22, 23 – брактей лучей верхушечного зонтиковидного соцветия (плейохазия).

E. borealis стандартно в 1.5–2 раза шире, чем у *E. microcarpa*.

Помимо отличий в размере листьев низовой формации выявлены различия по их форме. Низовые листья *E. borealis* яйцевидно-треугольные, наиболее широкие ниже середины (ближе к основанию), наверху притупленные, по направлению к верхушке побега листья низовой формации постепенно увеличиваются как в ширину, так и в длину. У *E. microcarpa* самые нижние низовые листья узкотреугольные, наиболее широкие в основании, по направлению к верхушке побега листья низовой формации удлинняются, но ширина их остается неизменной, они становятся почти линейными, наиболее широкие в средней части, наверху острые.

На границе перехода от низовых листьев к срединным находится зона, листья которой у исследованных видов достаточно рано опадают, поэтому их число определено по листовым рубцам: оно изменяется от 1 до 8 как у *E. borealis*, так и у *E. microcarpa*. Количество опавших листьев варьирует в зависимости от фенофазы растения: обычно, чем позднее фенологическая фаза развития растения, тем больше опавших листьев, т. е. в фазе плодоношения их больше, чем во время цветения. Опавшие листья следует относить к листьям срединной формации, так как по нашим наблюдениям у молодых растений они морфологически отличаются от низовых и более сходны со срединными.

Выше на побеге располагаются листья срединной формации, которые у уральских экземпляров *E. borealis* имеют по сравнению с сибирскими некоторые дополнительные особенности: для них характерны уз-

коклиновидное основание и закругленная верхушка листовой пластинки. Как видно из табл. 1, в выборке из 104 срединных листьев преобладают листья с длиной от 15 до 24.5 мм и шириной от 3 до 5.9 мм. По сравнению с листьями срединной формации *E. borealis* выборка из 56 срединных листьев *E. microcarpa* имеет следующие отличия: преобладают листья с длиной от 20 до 29.5 мм, т. е. в среднем они более длинные, и шириной в интервале от 2 до 3.9 мм (см. табл. 1), иными словами, они заметно более узкие. Для уральских экземпляров *E. microcarpa* характерны некоторые дополнительные особенности формы листовой пластинки по сравнению с сибирскими экземп-

Таблица 1

Распределение 104 листьев *E. borealis* и 56 листьев *E. microcarpa* срединной формации по длине и ширине

Интервал длины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>	Интервал ширины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>
5–9.5	10	3	1–1.9	1	2
10–14.5	14	3	2–2.9	12	25
15–19.5	22*	8	3–3.9	21	20
20–24.5	28	15	4–4.9	19	9
25–29.5	15	14	5–5.9	24	0
30–34.5	12	11	6–6.9	9	0
35–39.5	3	2	7–7.9	7	0
–	–	–	8–8.9	5	0
–	–	–	9–9.9	2	0
–	–	–	10–10.9	4	0

* Жирным шрифтом выделены преобладающие классы.

лярами, которым присущи не только линейные листья (наиболее широкие в средней части), но и узкообратноланцетные (наиболее широкие чуть выше середины). Эта особенность характерна для экземпляров, произрастающих в березовых колках Южного Зауралья. Она, по-видимому, обусловлена затененными условиями обитания, поскольку растения, выходящие на остепненные участки, имеют линейные листья.

Важно отметить, что ширина исследованных срединных листьев *E. microcarpa* в среднем не превышает 4 мм, тогда как у *E. borealis* более половины срединных листьев имеют ширину свыше 4 мм. По сравнению с сибирскими образцами у уральских экземпляров *E. borealis* срединные листья достоверно более короткие и узкие. Уральским экземплярам *E. microcarpa* из лесостепной подзоны свойственны срединные листья чуть более короткие, чем у сибирских растений, в ширину они так же, как и у сибирских растений, иногда достигают 4 мм.

Установлено, что у листовых серий *E. borealis* и *E. microcarpa* одна общая закономерность – наиболее широкие (если исключить брактеи) и наиболее длинные листья располагаются в средней части листьев срединной формации (см. рис. 1, точки 18–20 и рис. 2, точки 11–13), иногда на границе перехода листьев срединной формации в верховую, т. е. там, где в пазухах листьев появляются лучи соцветия.

Именно эта зона определена нами как зона перехода к листьям верховой формации, поскольку здесь, по-видимому, происходит переход апикальной меристемы главного побега из вегетативного в генеративное состояние (Байков, 19976). После “точки перелома” кривой начинается сокращение листьев в длину. При этом ширина верховых листьев уменьшается незначительно и постепенно, и этот участок кривой

располагается выше участка листьев срединной формации. У *E. microcarpa* кривая изменения размеров длины и ширины листа ведет себя иначе: после “точки перелома” кривой сокращение листьев в длину сопровождается более резким снижением ширины листьев, в результате образуется специфическая “петля” на графике (см. рис. 2).

Листья так называемой ложной мутовки (группа тесно сближенных верховых листьев, расположенных в основании верхушечного зонтиковидного плейохазия) завершают серию верховых листьев. Их морфометрические показатели, по нашему предположению, имеют особое диагностическое значение. У разных видов они могут быть более или менее сходными между собой. В некоторых случаях они образуют переходный ряд к брактеям.

Сокращение длины листьев ложной мутовки, вероятно, связано с их недоразвитием, как и сокращение длины верхних междоузлий главного побега, что и приводит к образованию ложной мутовки.

Результаты анализа изменчивости числа боковых лучей соцветия показали, что заметных различий между этими видами нет, хотя малое число боковых лучей соцветия более характерно для *E. borealis*.

Анализ морфометрических показателей впервые позволил установить интересный факт: в составе листьев ложной мутовки (кроющие листья верхушечного зонтиковидного плейохазия) *E. borealis* всегда имеется один лист, у которого наибольшая ширина по сравнению с другими листьями мутовки, на графике это отражается пиком (скачком кривой) (см. рис. 1, точка 26).

У *E. microcarpa* в большинстве случаев, последний лист верховых листьев (см. рис. 2, лист под номером 21) всегда более узкий, иногда сходен с другими листьями ложной мутовки, и наиболее короткий среди листьев верховой и срединной формаций, т. е. здесь траектория листового ряда делает резкое, реже плавное понижение.

Ширина листьев ложной мутовки *E. borealis* в среднем варьирует в пределах 3.0–4.9 мм (табл. 2), тогда как у *E. microcarpa* ширина листьев ложной мутовки – в интервале 1.5–2.9 мм (см. табл. 2), т. е. листья ложной мутовки *E. borealis* достоверно шире, их ширина находится за пределами интервала, определенного для *E. microcarpa*.

При сравнении листьев срединной и верховой формаций *E. borealis* и *E. microcarpa* (см. табл. 1, 2) выявлена тенденция уменьшения размеров листьев в длину, но остается практически неизменной их ширина на отрезке от срединных листьев до листьев ложной мутовки, т. е. листья ложной мутовки *E. borealis* и *E. microcarpa* короче ниже расположенных листьев, но по ширине остаются примерно такими же. Форма листа этих видов при переходе от срединной к верховой формации практически не изменяется, происходит лишь уменьшение размеров.

Таблица 2

Распределение 80 листьев *E. borealis* и 61 листа *E. microcarpa* верховой формации по длине и ширине

Интервал длины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>	Интервал ширины, мм	<i>E. borealis</i>	<i>E. microcarpa</i>
5–9.5	20(20)	9(9)	1–1.9	0	11(9)
10–14.5	32(30)	20(20)	2–2.9	8(8)	36(18)
15–19.5	12(0)	10(4)	3–3.9	26(22)	10(6)
20–24.5	11(0)	10(1)	4–4.9	19(13)	4(1)
25–29.5	3(0)	8(0)	5–5.9	14(7)	0
30–34.5	2(0)	4(0)	6–6.9	8(0)	0
35–39.5	0	0	7–7.9	4(0)	0
–	–	–	8–8.9	1(0)	0
–	–	–	9–9.9	0	0
–	–	–	10–10.9	0	0

Примечание. В скобках приведены данные по листьям ложной мутовки. Жирным шрифтом выделены преобладающие классы.

Выше листьев верховой формации располагаются так называемые лучевые листья (брактей) – кроющие листья на лучах, которые у исследуемых видов расположены парами (супротивно). У видов рода *Euphorbia* L. они могут быть нижними (наружными), промежуточными и верхними. В нашем случае *E. borealis* и *E. microcarpa* имеют нижние и верхние брактей. Они заметно отличаются от листьев, расположенных на главном побеге, поскольку их ширина превышает длину (см. рис. 1, точки 30, 31; рис. 2, точки 22, 23). У *E. borealis* нижние брактей часто перекрываются своими основаниями и образуют кружок, что является одним из важных диагностических признаков этого вида. Брактей уральских образцов *E. borealis* иногда бывают полукруглыми, с усеченным основанием. Брактей уральских экземпляров *E. microcarpa* не отличаются по форме от сибирских. Длина наружных (нижних) брактей *E. borealis* варьирует в интервале 6–7 мм, ширина – 9–10 мм. Наружные брактей *E. microcarpa* мельче, их длина составляет 5–6 мм, ширина – 6–9 мм. Необходимо отметить, что при сравнении сибирских образцов с уральскими интервал изменения размера брактей последних достоверно меньше (уже), т. е. крайние значения интервала варьирования уральских не выходят за пределы интервала колебания сибирских. По всей видимости, это связано с малым размером выборки и меньшими размерами территории исследования.

В результате выполненного исследования установлено, что анализ листовых серий *E. borealis* и *E. microcarpa* позволяет выявить и описать специ-

фические особенности листьев двух видов, которые не могут быть определены другим способом анализа или при простом визуальном рассмотрении образцов. Эти особенности позволяют для большинства образцов точно установить их видовую принадлежность.

Ниже приведен ключ для определения растений этих близких видов, распространенных в Уральском регионе, для более детального понимания их морфологических различий (новые диагностические признаки выделены курсивом):

1. *Низовые листья яйцевидно-треугольные, 1.5–2 мм шир., наиболее широкие ближе к основанию. Срединные листья узко-обратнояйцевидные наиболее широкие в верхней трети, 2–7 мм шир. Листья ложной мутовки 3–5 мм шир.* Брактей из внезапно усеченного или сердцевидного основания *полукруглые* или почковидные, наиболее широкие ниже середины, 6–7 мм дл., 9–10 мм шир. *E. borealis*
- + *Низовые листья от узкотреугольных до почти линейных, не превышают 1 мм шир., наиболее широкие в средней части. Срединные листья узко-обратноланцетные* или почти линейные наиболее широкие в середине или *чуть выше середины*, 2–4 мм шир. *Листья ложной мутовки 1.5–3 мм шир.* Брактей из широко-клиновидного основания *неправильно- или округло-ромбовидные*, наиболее широкие в середине или *чуть ниже*, 5–6 мм дл., 6–9 мм шир. *E. microcarpa*

Исследование выполнено при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН, грант № 77.

ЛИТЕРАТУРА

- Байков К.С.** Определение сибирских видов рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) по морфологическим признакам листьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 5. С. 52–59.
- Байков К.С.** Сем. *Euphorbiaceae* – Молочайные // Флора Сибири. Т. 10: *Geraniaceae–Cornaceae*. Новосибирск, 1996. С. 38–58, 205–209.
- Байков К.С.** К систематике сибирских видов *Euphorbia*: сравнительно-морфологический анализ листовых серий // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997а. С. 10–11.
- Байков К.С.** К систематике *Euphorbia altaica* С.А. Меу.: Анализ листовых рядов // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997б. Вып. 3. С. 3–7.
- Байков К.С.** Молочай Северной Азии. Новосибирск, 2007. 362 с.
- Гельтман Д.В.** Сем. *Euphorbiaceae* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996а. Т. 9. С. 256–287.
- Гельтман Д.В.** Систематические заметки о видах подсекции *Esulae* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 1996б. Т. 8, № 9. С. 73–89.